ЛИТЕРАТУРА

Белькович В. М., Дубровский Н. А. Сенсорные основы ориентации китообразных.— М. : Наука, 1976.— 204 с.
Ильичев В. Д., Вилкс Е. К. Пространственная ориентация птиц. — М. : Наука, 1978.— 285 с.
Кистяковский А.Б., Сморгоржевский Л. А., Луцюк О. Б. Системы ориентации птиц.— В кн.: Пространственная ориентация животных.— М. : Изд-во Москов. ун-та, 1970, с. 19—29.
Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих.— В кн.: Успехи современной териологии.— М. : Наука, 1977, с. 98—110.
Хайнд Р. Поведение животных.— М. : Мир, 1975.— 855 с.

Институт зоологии и физиологии АН МССР

Поступила в редакцию 11.III 1979 г.

УДК 591.526:591.551

Н. Н. Граков

РАЗНОВОЗРАСТНОЕ СПАРИВАНИЕ КАК МЕХАНИЗМ РЕГУЛИРОВАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Давно подмечена связь соотношения особей разных полов в потомстве с возрастом родителей. При этом считают, что определяющее влияние на пол потомства оказывает возраст самок. Однако весьма существенен также и возраст самцов. Так, по данным Н. В. Граковой (1974), наибольшее количество самцов американских норок бывает у однолетних самок и четырехлетних самцов (65,35±5,4%) и у четырехлетних самок и двухлетних самцов (56,67±6,4%). Наоборот, в пометах, полученных от спаривания четырехлетних самок с однолетними самцами, преобладали самки (60,67±8,5%). Похожая зависимость обнаружена у серебристо-черной лисицы (Жегалов, 1950), голубого песца (Ивантер, 1962) и лося (Язан, 1972).

Это явление, по-видимому, имеет определенное значение как механизм регулирования соотношения полов в популяциях. Однако Б. С. Кубанцев (1970) высказал мнение, что в естественной среде в условиях свободного скрещивания возрастной состав родителей оказывает весьма ограниченное влияние на половой состав потомства. Вместе с тем у ряда видов, по нашему мнению, благодаря особенностям пространственного размещения разновозрастных самцов и самок происходит далеко не случайное, а строго закономерное формирование брачных пар и групп, обеспечивающее спаривание разновозрастных особей. А. М. Чельцов-Бебутов (1965) обнаружил у тетерева такие особенности поведения на токах, которые приводят к спариванию разновозрастных особей. Он называет это явление «возрастным кроссом» и считает, что оно обеспечивает высокую жизненность потомства. Возрастной кросс описал для лося Ю. П. Язан (1972) и дал ему такое же толкование. Ряд факторов позволяет по-новому оценить биологическое значение возрастного кросса для формирования полового состава популяции и связанного с ним регулирования численности. Например, у оленей и лосей возрастной кросс обеспечивается тем, что сильные взрослые быки исключают из размножения молодых (Соколов, 1959; Гептнер и др., 1961). Сходное явление отмечено в популяции печорских лосей (Язан, 1972), что, видимо, должно приводить к преобладанию самцов среди телят. Такое положение присуще популяциям с высокой плотностью

населения. Наоборот, при значительном участии в размножении молодых быков, например в охотничьем хозяйстве Лыгыт (Болгария) после искусственного нарушения соотношения полов в пользу самок (Григоров, 1974), увеличилась доля рождения самок, а следовательно, возможность роста численности популяции. Таким образом, возрастной кросс может регулировать половой состав и, в конечном счете, численность популяции.

Исследуя возрастной и половой состав популяций лесной куницы на севере европейской части страны, мы обнаружили, что среди сеголеток обычно преобладают самки, в старших возрастных группах — самцы (Граков, 1963, 1969). Во многих промысловых районах страны, где на охотничьих участках лесную куницу выбивали почти полностью, на следующий сезон там опять оказывались зверьки, подошедшие сюда из мест размножения после распада выводков. Вместе с ними, вероятно, выселялась и часть взрослых половозрелых самцов, что, в конечном счете, и приводило к преобладанию самцов (54—56%) среди всех добытых куниц. С. М. Сокольский (1967) подтвердил, что в опромышленные охотниками угодья, соседствующие с Печоро-Илычским заповедником, выселяются преимущественно сеголетки-самки, из взрослых же, главным образом, самцы. Таким образом, у лесной куницы при нарастании численности и активном расселении выселившиеся на периферию молодые самки в основном спариваются с взрослыми самцами. Это должно приводить к увеличению доли самцов в пометах и снижению за счет этого производительности популяции.

Часть же самцов сеголеток остается в местах обитания взрослых самок и имеет возможность впоследствии с ними спариваться. Таким образом, у этого вида в силу пространственных особенностей размещения особей в популяции создаются возможности для возрастного кросса.

Описанные выше особенности расселения разновозрастных самцов и самок куниц объясняются внутрипопуляционной иерархией. Судя по нашим наблюдениям в вольерах и по литературным данным (Kvalheim, 1975), взрослая самка, приносившая потомство, доминирует над остальными членами семьи включая взрослого самца. Однако при совместном содержании самцов и самок из одного выводка в вольере даже с двумя домиками самец в августе — сентябре начинает сначала отгонять самку от корма, затем и преследует ее. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что более крупные и сильные самцы изгоняют своих сестер-ровесниц с участков обитания. Поэтому среди выселившегося молодняка преобладают самки — сеголетки. Взрослые самцы, по-видимому, в конце лета — начале осени тоже уходят с участков рожавших самок, которые остаются в окрестностях гнезда с одним или несколькими молодыми самцами.

Аналогичное положение в известной мере свойственно и соболю (Залекер, 1962). При высокой плотности населения соболей возникали миграции. Мигрировали преимущественно сеголетки — самцы, а старые особи и молодые самки были менее склонны к перемещениям (Монахов, 1967).

В работах Г. Мюллера (Müller, 1955, 1970) и В. Д. Терновского (1977) указывается, что самки горностая способны спариваться в возрасте 20—48 дней и после длительной беременности с латентной стадией давать потомство. Большинство же их спаривается в возрасте 2—4 месяца, а самцы становятся половозрелыми только в 11—14 месяцев. Следовательно, самок сеголеток кроют только взрослые самцы, благодаря чему осуществляется возрастной кросс, и такие самки приносят преимущественно самцов. Вероятно, этим отчасти объясняется столь

большое преобладание самцов в годы высокой численности среди добытых охотниками горностаев (Лавров, 1944; Попов, 1947; Кукарцев, 1970). У ряда видов полевок особенно на Крайнем Севере (экономка, красно-серая, узкочерепная) и у обского лемминга самки становятся половозрелыми и вступают в размножение значительно раньше, чем их сверстники самцы (Копеин, 1958; Шварц, 1959, 1963; Большаков, 1965; Пястолова, 1971). И здесь реализуется возрастной кросс.

У многих видов крупных млекопитающих (медведи, выдры, тигры, слоны, многие копытные, ластоногие) самцы достигают половой зрелости на 1—2 года позже, чем самки. Молодых, достигших половозрелости самцов нередко исключают из размножения взрослые физически более сильные и активные самцы, покрывающие молодых самок. Это приводит к возрастному кроссу, особенно развитому при высокой плотности населения в популяциях, когда преимущественное появление самцов в пометах тормозит темп дальнейшего воспроизводства.

Приведенные примеры свидетельствуют, что современная популяционная экология накопила достаточно фактов, чтобы обосновать возможность регулирования соотношения полов у млекопитающих путем возрастного кросса. У ряда видов за счет спаривания впервые размножающихся самок со взрослыми самцами в пометах преобладают самцы. Такое регулирование соотношения полов происходит в годы массового размножения, когда целесообразно замедлить темп воспроизводства. Менее изучены экологические и этологические механизмы, обеспечивающие спаривание взрослых самок с молодыми самцами, в результате которого в пометах преобладают самки. Однако наличие такого спаривания у ряда видов (тетерев, лесная куница, соболь, некоторые копытные) позволяет предполагать, что он при определенных условиях реализуется и у других видов млекопитающих и птиц.

SUMMARY

Analysis of the author's own data and those from literature shows the presence of different-age mating in some species of mammals, which results in predominance of males or females in the progeny. Age crossing is ensured by peculiarities of intrapopulation location of specimens and non-simultaneous puberty of males and females.

ЛИТЕРАТУРА

Большаков В. Н. Некоторые особенности биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала по наблюдениям в природных условиях.— В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных, 1965, вып. 38, с. 61—65 (Тр. ин-та биол. УФАН СССР).

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза; т. 1. Парнокопытные и непарнокопытные.— М. : Высшая школа. 1961.— 776 с.

Гракова Н. В. О влиянии возраста родителей на плодовитость и соотношение полов в потомстве у стандартной норки.— В кн.: Биология и патология пушных зверей: Мат-лы I Всесоюз. науч. конф. по биол. и патологии пушных взерей. (12—22 июня, 1973 г.). Петрозаводск, 1974, с. 36—39.

Граков Н. Н. К вопросу изучения половой и возрастной структуры популяций лесной куницы.— Сб. науч.-техн. информ. ВНИИОЗ, 1963, вып. 5(8), с. 3—9.

Граков Н. Н. Половая, возрастная структура и прирост популяций лесной куницы.— В кн.: Вопросы экологии промысловых животных, 1969, вып. 22, с. 3—18. (Тр. ВНИИЖП).

Григоров Г. Р. Опыт определения полового и возрастного состава поголовья благородного оленя в охотничьем хозяйстве Лыгыт Габровского округа.— Горскостоп. наука, 1974, 11, № 3, с. 80—87.

Жегалов С. Б. Закономерности наследования пола у животных.— Усп. совр. биол., 1950, **30**, № 1(4), с. 130—144.

Залекер В. Д. Изменение полового и возрастного состава популяций и плодовитости соболя.— Тр. ВНИИЖП, 1962, вып. 19, с. 187—205.
Ивантер Э. В. К вопросу о соотношении полов в потомстве у голубых песцов.— В кн.: Вопросы экологии, т. 6. М., 1962, с. 64.
Копеин К. И. Материалы к экологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки на Ямале.— Бюл. Урал. отд-ния МОИП, 1958, вып. I, с. 109—134.
Кубанцев Б. С. Половая структура популяций и ее динамики у млекопитающих: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— М., 1970.— 31 с.
Кукарцев В. А. К вопросу о влиянии промысла на половую структуру популяции горностая.— Сб. научно-технической информации (Охота, пушнина и дичь), 1970, вып. 29, с. 27—29.
Лавров Н. П. Биология размножения горностая.— Тр. ЦНИЛ биологии, охотничьего промысла и товароведения животного сырья, 1944, вып. 6, с. 124—150.
Монахов Г. И. Миграции соболей в Восточной Сибири осенью и зимой 1961—62 г.— Тр. ВНИИЖП, 1967, вып. 21, с. 88—100.
Попов В. А. Возрастной состав, кормовая база и гельминты горностая, как индикаторы колебания численности этого вида.— Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те, 1947, 57, вып. 3—4, с. 173—198.
Пястолова О. А. Полевка экономка.— В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала, 1971, вып. 80, с. 127—149. (Тр. ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР).
Соколов И. И. Млекопитающие. Копытные.— М. : Изд-во АН СССР, 1959.— 640 с. (Фауна СССР; Т. 1. Вып. 3).
Сокольский С. М. К экологии куницы, кидуса и соболя в печорской тайге.— Тр. Печоро-Илычского заповедника, 1967, вып. 12, с. 140—166.
Терновский Д. В. Биология куницеобразных (Mustelidae).— Новосибирск : Наука, 1977.— 280 с.
Чельцов-Бебутов А. М. Биологическое значение тетеревиных токов в свете теории полового отбора.— Орнитология, 1965, вып. 7, с. 389—398.
Шварц С. С. Биология размножения и возрастная структура популяций широко распространенных видов полевок на Крайнем Севере.— В кн.: Мат-лы по фауне Приобского Севера и ее использование, 1959, вып. 1, с. 239—254. (Тр. Салехардского стационара УФАН СССР).
Шварц С. С. Пути приспособления наземных млекопитающих к условиям обитания в Субарктике; т. 1. Млекопитающие, 1963, вып. 33—132 с. (Тр. ин-та биол. УФАН СССР).
Язан Ю. П. Охотничьи звери печорской тайги.— Киров : Волго-Вятское кн. изд-во, 1972.— 383 с.
Kvalheim E. Observasjoner av mar.— Fauna, 1975, 28, N 3, p. 128—139.
Müller H. Zur Fortflanzungsbiologie des Hermelins (Mustela erminea L.). — Rev. Suisse Zool., 1955, H. 61, N 3, S. 451—453.
Müller H. Beitrage zur Biologie des Hermelins, Mustela erminea Linne, 1758.— Saügetierk. Mitt., 1970, H. 18, N 4, S. 293—380.

Всесоюзный н.-и. институт
охотничьего хозяйства и звероводства

Поступила в редакцию
2.X 1978 г.

УДК 638.12

И. И. Шалимов, Л. И. Бондарчук, В. Н. Олифир

РЕГУЛЯЦИЯ КОРМОДОБЫВАНИЯ И ЗАЧАТКИ МОБИЛИЗАЦИИ ОСОБЕЙ ДЛЯ ПОИСКА КОРМА У ШМЕЛЕЙ (HYMENOPTERA, APIDAE)

Как известно, у шмелей сборщики фуражируют независимо друг от друга. У них нет необходимости в возникновении системы оповещения о координатах источника взятка, поскольку шмели не делают больших кормовых запасов.

Однако предварительные наблюдения, проведенные нами в 1975—1976 гг. в лесостепной зоне Украины над семьями большого земляного (*Bombus terrestris* L.), малого каменного (*B. derhammelus* Kby.), боль-